Stapfia 28	11 - 27	28. 12. 1992

Diversität der Bestäubung und Reproduktionsbiologie von ursprünglichen Angiospermen

GERHARD GOTTSBERGER, Giessen

Wie äußert sich Diversität im Bestäubungsgeschehen der *Magnoliales*? Wie divers sind diese Gruppen? Noch vor 20 Jahren waren sich die meisten einig, daß Käferblütigkeit (Cantharophilie) ein altertümliches Merkmal sei, das besonders oder vorwiegend bei ursprünglichen Angiospermen auftritt. Auch existierte damals die Meinung, daß es Käferblütigkeit als Bestäubungssyndrom gar nicht gäbe. Wir haben sowohl die Angiospermen als auch die Käfer unterschätzt. Cantharophilie kommt nicht nur bei ursprünglichen, sondern auch bei abgeleiteten Angiospermen vor. Zu Beginn seien einige Beispiele von Cantharophilie bei a b g e l e i t e t e n Gruppen besprochen. Zu behaupten, daß diese Angiospermen ursprünglich seien, weil sie von Käfern bestäubt werden, wäre ein Kreisschluß.

Käferbestäubung bei abgeleiteten Angiospermenfamilien

Caladium striatipes, ein Vertreter der Araceen, kommt in Brasilien an feuchten sumpfigen

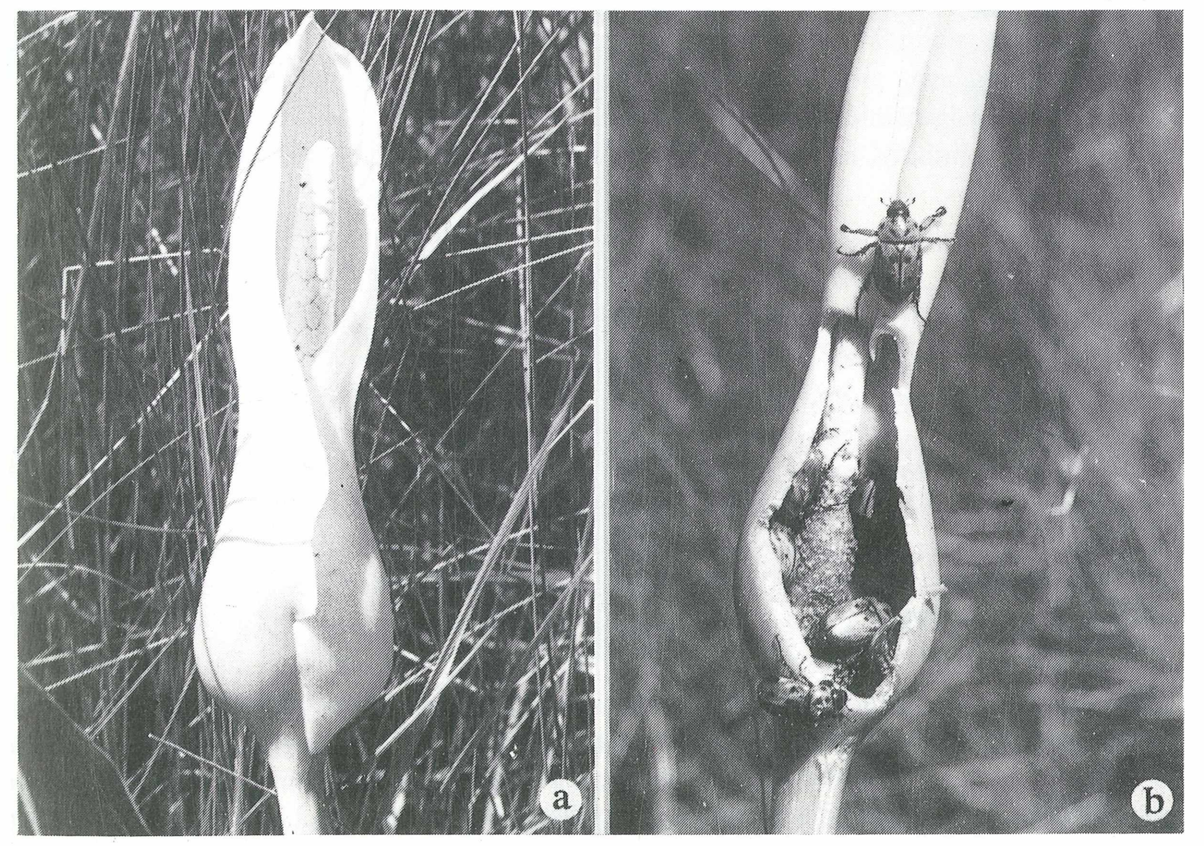


Abb. 1. *Caladium striatipes*; a Blütenstand, von Spatha umhüllt (Länge 10 - 12 cm), b Spatha, an der Basis aufgeschnitten; einige Individuen von *Cyclocephala ohausiana* (*Dynastinae*) halten sich tagsüber im "Kessel" auf, wo die weiblichen Blüten der vorhergehenden Nacht bereits verblüht sind; durch das künstliche Öffnen wurden die Käfer gestört und bereiten sich zum Abfliegen vor.

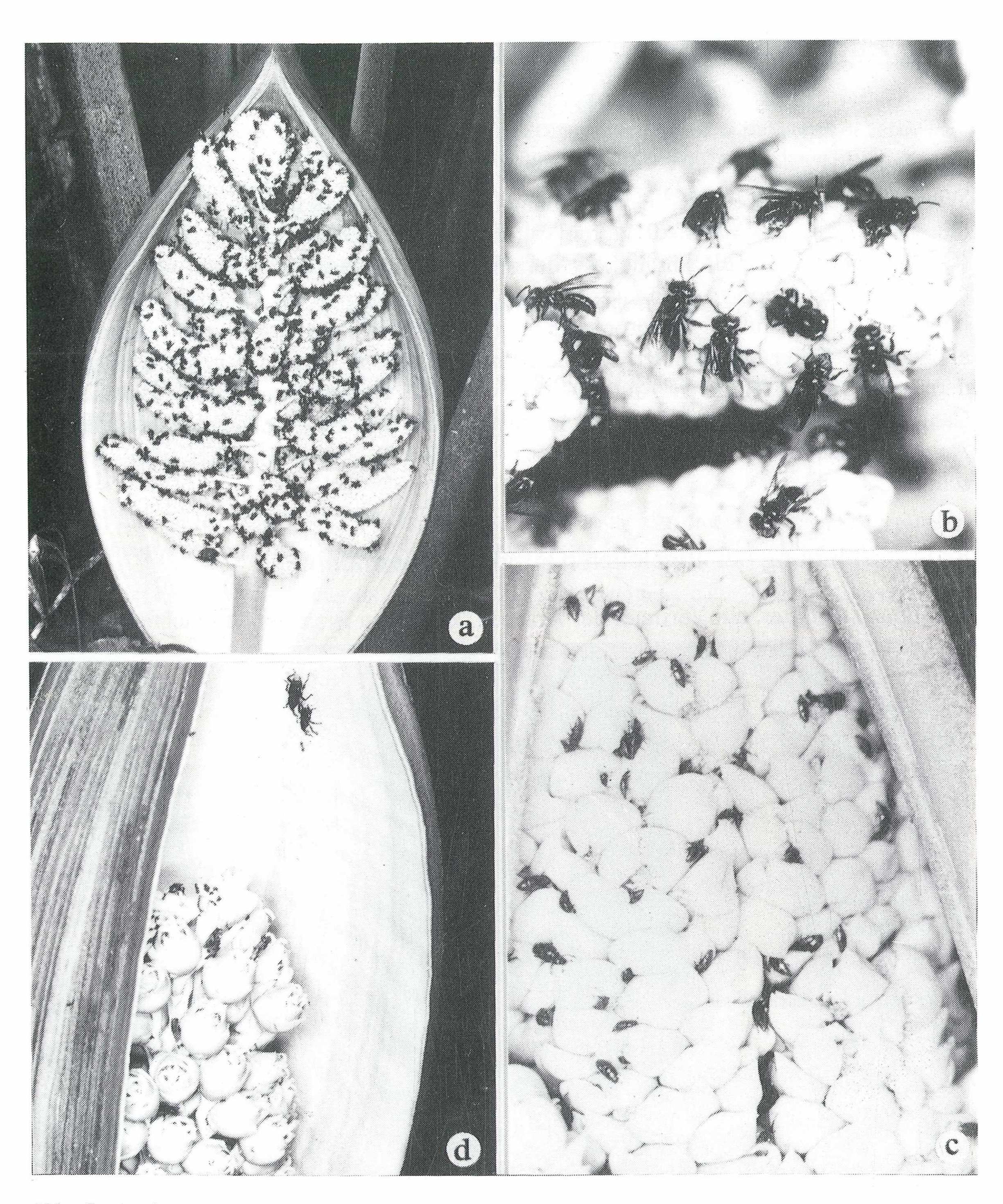


Abb. 2. *Attalea spectabilis*; a Männlicher Blütenstand, dicht besetzt mit *Trigona*-Bienen (Länge des Blütenstands 70 - 80 cm), b Rhachisästchen des männlichen Blütenstands mit *Trigona*-Bienen (Länge der Bienen ca. 0,5 cm), c Männlicher Blütenstand, mit zahlreichen, 2 - 3 mm großen Glanzkäfern (*Nitidulidae*) und winzigen Kurzflüglern (*Staphylinidae*), d Weiblicher Blütenstand, mit 1,3 cm großen Rüsselkäfern (*Curculionidae*).

Stellen vor (Abb. 1a). Seine Infloreszenzen sind protogyn, ein funktionelles Merkmal vieler von Käfern bestäubter Angiospermen. Die Infloreszenzen erwärmen sich am ersten Abend ihres Öffnens; die weiblichen Blüten an der Basis sind rezeptiv, der Kolben produziert einen charakteristischen Duft. Die bestäubenden Käfer, *Cyclocephala ohausiana* und *C. atricapilla* (Fam. *Scarabaeidae*, Ufam. *Dynastinae*), fliegen zu den Infloreszenzen und stürzen in den von der Spatha gebildeten Kessel, wo die weiblichen Blüten an der Basis sitzen (Abb. 1b). Am nächsten Abend tritt die Infloreszenz in die männliche Phase ein, die Spatha schließt sich, die Käfer klettern nach oben und passieren die Pollenketten, die inzwischen aus den männlichen Blüten ausgetreten sind. Mit Pollen verschmiert fliegen sie ab.

Das nächste Beispiel ist eine Palme aus dem Amazonas-Regenwald, *Orbignya spectabilis*, die zur Zeit im Detail untersucht wird. Die Art hat eingeschlechtige Blüten und ist monözisch oder diözisch. Die männlichen Blüten werden während der Anthese von Hunderten von *Trigona*-Bienen (*Meliponinae*) besucht (Abb. 2a, 2b). Zu den weiblichen kommen die Bienen sehr selten oder überhaupt nicht. Tatsächlich ist die Art cantharophil. Kleine Käfer, *Nitidulidae*, *Staphylinidae* und *Curculionidae*, besuchen in großer Individuenzahl die männlichen Blüten (Abb. 2c), aber auch, allerdings mit nur wenigen Individuen, die weiblichen. Die Kronblätter der männlichen Blüten sind muschelförmig über die Staubblätter und das Blütenzentrum geneigt. Die kleinen, oft flachen Käfer dringen in diese Blütenhöhlungen ein und nehmen Pollen auf. Infolge Eigenerwärmung der Blüten (Thermogenese) wird, wie auch bei vielen anderen käferblütigen Pflanzen, die fruchtartige Duftemission intensiviert, welche die Käfer zu den Infloreszenzen lockt. Auch die weiblichen Blüten erwärmen sich und duften unserem Empfinden nach ähnlich, bieten aber den sie nur kurz besuchenden Insekten keine Verköstigung. Sie sind wahrscheinlich "Täuschblüten", die in Farbe, Wärme und Duft den männlichen Blüten gleichen und so die Bestäuber anlocken. Große schwarze Rüssler kommen neben den Nitiduliden und Staphyliniden ebenfalls als Bestäuber in Betracht (Abb. 2d).

Als ein weiteres Beispiel für Cantharophilie bei abgeleiteten Angiospermen kann *Carludovica palmata* aus der Familie der Cyclanthaceen genannt werden. Nach dem Öffnen der monözischen Infloreszenzen werden die von den weiblichen Blüten gebildeten und "zusammengelegten" fadenförmigen Staminodien gestreckt (Abb. 3a). Ihr Duft lockt in den frühen Morgenstunden Hunderte von kleinen Rüsselkäfern (verschiedene Arten der Gattung *Phyllotrox*, Ufam. *Erirhininae*, Tribus *Derelomini*) zu den weiblich rezeptiven Infloreszenzen. Die Käfer fressen die duftenden Staminodien an (Abb. 3b). So sind die Staminodien zugleich Osmophoren u n d Futterkörper. Kurz darauf lösen sich die Staminodien ab, und die Käfer dringen in das Innere der Infloreszenz vor, wo die empfängnisbereiten weiblichen Blüten sitzen (Abb. 3b). Am nächsten Morgen sind die Staubblätter geöffnet, und die mit Pollen eingestäubten Käfer beginnen zu Hunderten abzufliegen. Auch *Carludovica palmata* zeigt das Phänomen der Thermogenese, einer Erwärmung der weiblichen Blüten in der Hochphase der Anthese.

Bei den genannten käferblütigen Familien treten folgende Merkmale auf: Die protogynen Blütenstände bilden "Kessel", in die die Käfer hineinfallen und in denen sie verbleiben. Bei einigen Palmen-Arten sind die Petalen der männlichen Blüten über dem Blütenzentrum geschlossen, bei Arten der *Carludovicoideae* sind es die in den Kolben eingesenkten Blüten, wo sich die Käfer vor allem unter Tags aufhalten können. Thermogenese während der frühen Morgendämmerung oder in den Abendstunden bewirkt verstärkte Duftemission. Kräftige, dicke Gewebe, zahlreiche Stamina oder Staminodien sind häufige Strukturen, die zum Fraß angeboten werden.

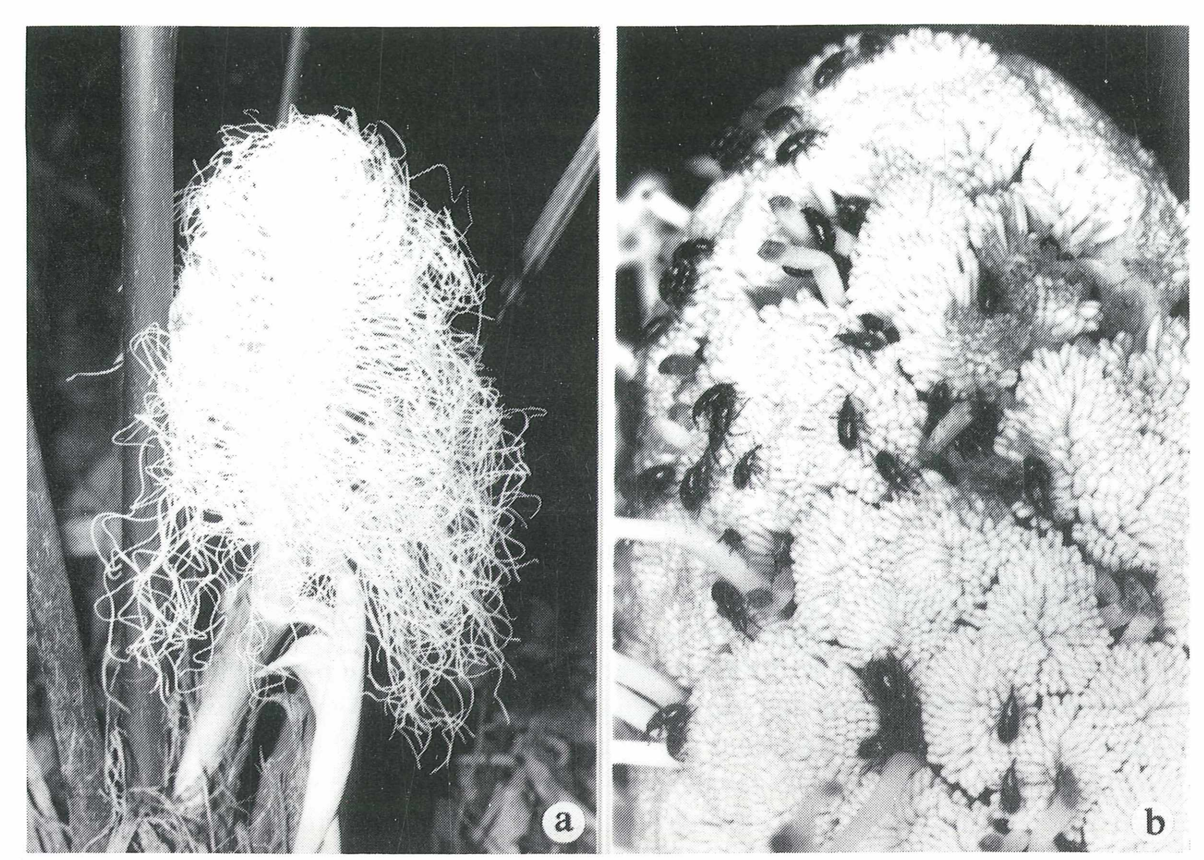


Abb. 3. *Carludovica palmata*; a Blütenstand in der weiblich-aktiven Phase, mit gestreckten Staminodien (Länge des Blütenstands ohne Stiel ca. 20 cm), b Winzige Rüsselkäfer der Gattung *Phyllotrox*, auf den geschlossenen Staubgefäßen an der Außenseite des Kolbens; einige Individuen dringen nach innen vor, wo die empfängnisbereiten weiblichen Blüten sitzen; die meisten Staminodien wurden von den Käfern abgefressen.

Aus dem Mittelbau der Angiospermen werden Vertreter der Myrtaceen, Clusiaceen oder Dilleniaceen zwar regelmäßig von Käfern aufgesucht, aber nur die wenigsten von ihnen werden von Käfern auch bestäubt. Ihre Blüten sind sekundär polyandrisch. Die Hauptbestäuber sind Hymenopteren (vor allem Bienen) und Dipteren (insbesondere Syrphiden). Die Käfer fressen und zerstören in erster Linie die Staubblätter, die bei einigen polyandrischen Gruppen als "Antifraß-Strukturen" vermehrt ausgebildet werden.

Käferbestäubung bei ursprünglichen Angiospermen

Spezialisierte Cantharophilie, wie sie eben beschrieben wurde, gibt es bereits bei vielen Vertretern der Magnoliales, neben spezialisierter Fliegenbestäubung und Bestäubung durch Motten und den Wind.

Die Anthese und Bestäubung von Magnoliaceen soll an der südamerikanischen *Talauma ovata* gezeigt werden. Sie bildet große, endständige Blüten aus, die in ihrer Morphologie der Magnolie sehr ähnlich sind. Die 10 cm großen Blüten haben cremefarbene, gewebereiche Tepalen, die den Blütenkegel umgeben, der aus einer lang ausgezogenen Achse und zahlreichen azyklischen Stamina und Karpellen besteht. Zu Beginn der Anthese am späten Nachmittag lockern sich die Tepalen, die Blüte geht aber noch nicht auf. Ein immer stärker werdender Fruchtgeruch entströmt dem Inneren. Die hermaphrodite Blüte befindet sich jetzt im weiblichen Zustand, die Narben glänzen. Bei Einbruch der Dunkelheit kommen große Käfer (vorwiegend *Cyclocephala literata*) und dringen, durch den starken Duft angelockt, in das Blüteninnnere ein (Abb. 4b). Oft halten

sich mehrere Käfer in der Blüte auf, wo sie an den Perigon- und Staubblättern fressen und auch kopulieren. Erst im Laufe des zweiten Tages öffnen sich die Blüten, wobei sich die Staubblätter vom Blütenboden ablösen (Abb. 4a). Die mit Pollen beschmierten Käfer verlassen nun die alte Herberge und fliegen zu frischen, duftenden Blüten von *Talauma* und bestäuben sie bei ihrem Einkriechen.

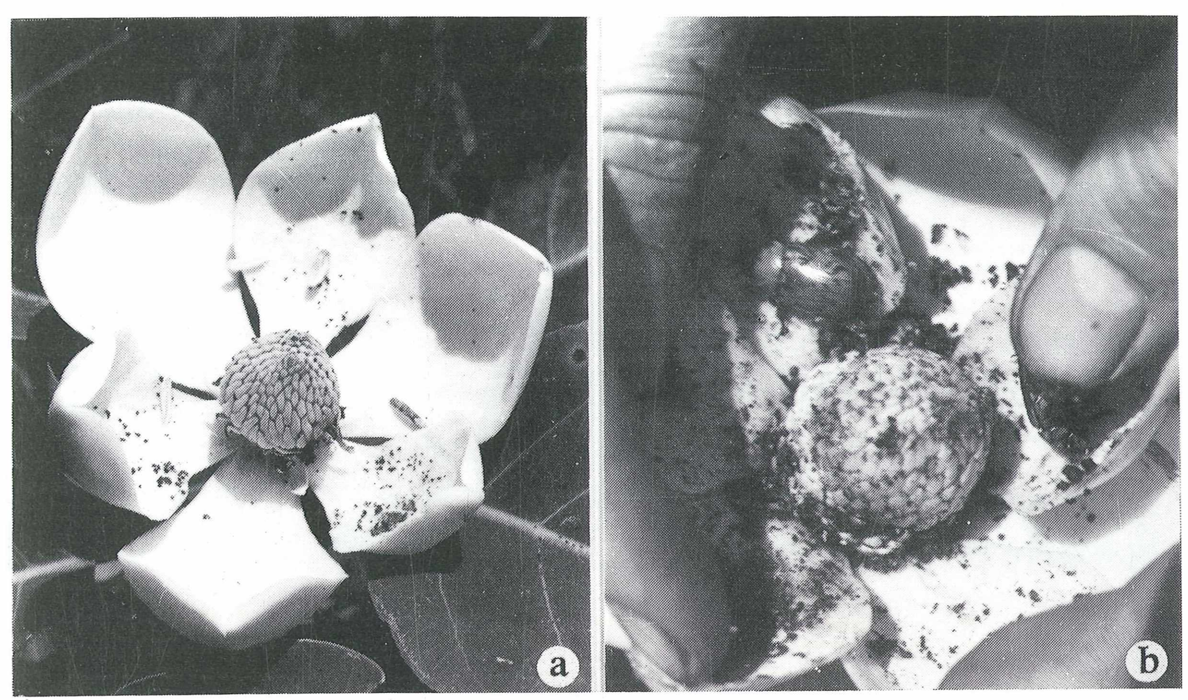


Abb. 4. *Talauma ovata*; a Blüte im "nachmännlichen" Stadium, Staubgefäße im Abfallen, die Karpelle im Zentrum bleiben erhalten (Blüte ca. 10 cm groß), b Aufgespreitete Blüte, mit eingedrungenem Käfer (*Cyclocephala literata, Dynastinae*) und dessen Fraßspuren.

Bei den Magnoliaceen und bei anderen Magnoliales sind es Einzelblüten, die Bestäubungskammern bilden, Thermogenese zeigen (bei *Talauma* noch nicht nachgewiesen, aber wahrscheinlich), eine nächtliche Anthese in dem oben beschriebenen Rhythmus haben und die starken, aromatischen, fruchtähnlichen Düfte produzieren. Kräftige Gewebe im Blütenbereich sind typisch, wie die mächtigen Perigonblätter und die zahlreichen Stamina, die als Fraß- und Antifraß-Strukturen interpretiert werden können. Bei den abgeleiteten Gruppen der Araceen, Arecaceen und Cyclanthaceen dagegen sind es die Blütenstände, die ähnliche morphologische und physiologische Anpassungen an Käferbestäubung zeigen. Daraus kann man sehen, daß Cantharophilie an sich kein archaisches Merkmal ist, und daß die damit verbundenen morphologischen und physiologischen Erscheinungen, die sowohl bei den ursprünglichen als auch bei den abgeleiteten Angiospermen vorkommen, konvergente Anpassungen an Käfer als Bestäuber sind.

Wenn also diese Art der Käferbestäubung eine Spezialisierung darstellt und nicht als ursprünglich angesehen werden kann, wie sind dann die ersten Angiospermen bestäubt worden, und wie kann man sich die Entstehung von Käferblütigkeit überhaupt vorstellen? Es gibt eine Familie, die die Verhältnisse, wie sie vielleicht bei den ursprünglichen Angiospermen geherrscht haben, noch gut wiederspiegelt, und an der man die Entstehung cantharophiler Arten aufzeigen kann: die *Winteraceae*. Sie weisen eine Fülle von ursprünglichen Merkmalen auf, wie keulenförmige Staubblätter, utrikulat ausgebildete Karpelle, Paläopolyploidie und das Fehlen von Tracheen, besitzen aber auch Merkmale, die als abgeleitet anzusehen sind, z.B. fest verbundene Pollentetraden. Was die Winteraceen jedoch von allen anderen Magnolialen und abgeleiteten cantharophilen

Vertretern unterscheidet, sind die offenen Blüten. Derartige Blüten können von den unterschiedlichsten Insekten aufgesucht und bestäubt werden. Viele Winteraceen, wie z.B. *Drimys brasiliensis* besitzen auffällige, endständige oder axillare, cymöse (dichasiale) Blütenstände mit kleinen bis mittelgroßen Blüten mit einem zarten, weißlichen Perigon (Abb. 5). Diese Blüten sind azyklisch; die unterhalb der Perigonblätter sitzenden, grünen

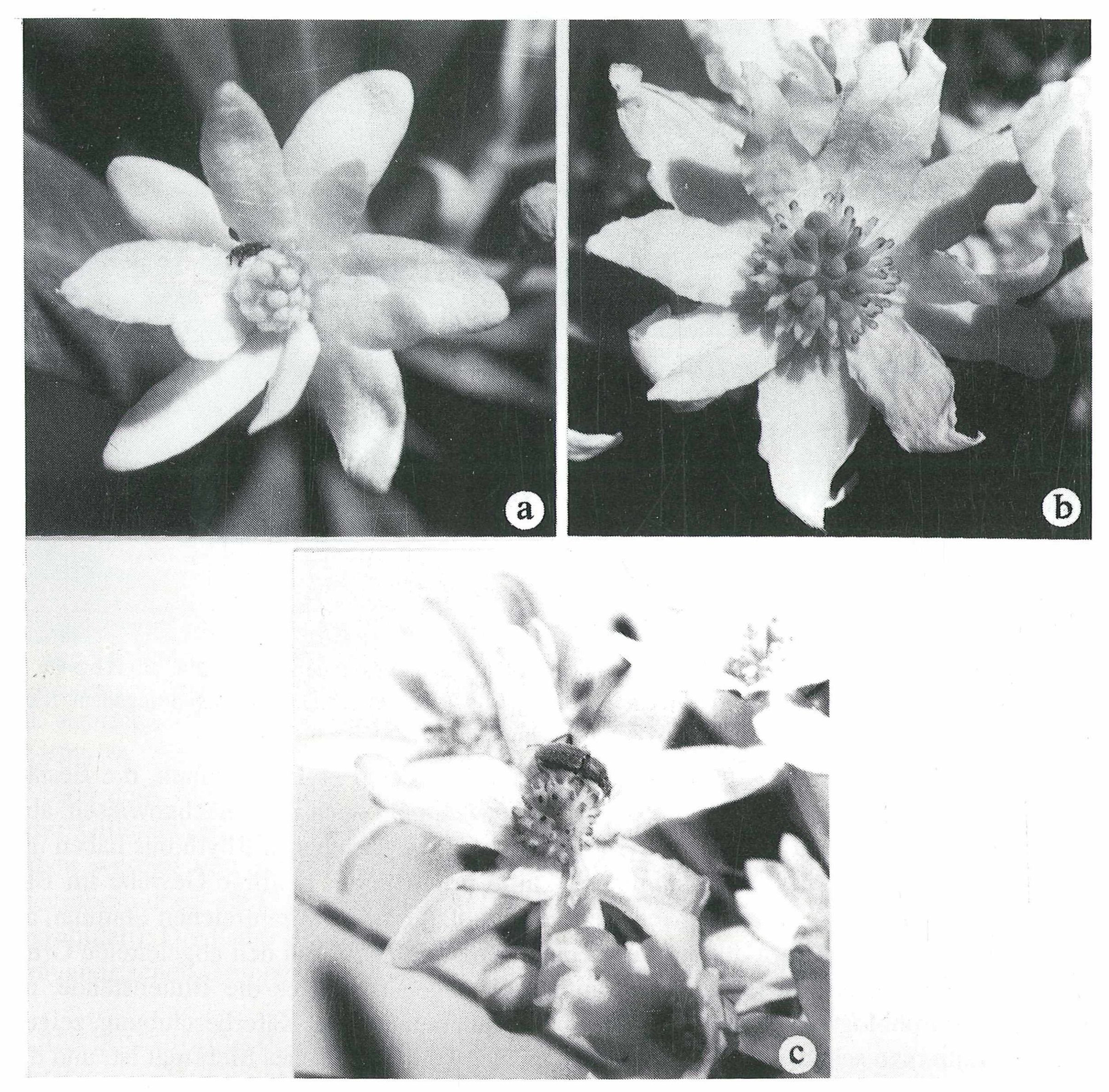


Abb. 5. *Drimys brasiliensis*; a Rüsselkäfer (*Sibariops* sp.) auf einer Blüte im weiblichen Stadium (Blütendurchmesser ca. 2,5 cm), b Blüte im männlichen Stadium, mit geöffneten Antheren, im Zentrum die utrikulaten Karpelle, c Schwarzkäfer (*Tenebrionidae*), auf einer Blüte im männlichen Stadium.

Blätter, sind nicht die Kelche, sondern Kalyptren, welche die weißen Perigonblätter schützend umgeben. Die trunkaten, undifferenzierten Staubblätter und utrikulaten Karpelle stehen lose und ungeordnet auf der Blütenachse (Abb. 5b). Die Blüten schließen sich nicht und haben keinen Schutz. Sie sind protogyn. Sie duften süßlich und werden von Vertretern mehrerer Insektengruppen gleichzeitig besucht. Als Bestäuber treten nicht nur Käfer auf, die Pollen fressen (Abb. 5a) und unter Umständen an den Nektardrüsen der Staubblätter lecken (Abb. 5c), sondern es finden sich noch zusätzlich verschiedene Fliegen ein. Außerdem werden die Blüten noch von mehreren *Thrips*-Arten (*Thysanoptera*) besucht, die ebenso als Bestäuber fungieren können. Die Blüten verschiedener altweltlicher

Winteraceen werden von ursprünglichen, pollen-zerknackenden, mikropterigiden Motten bestäubt.

Wir haben hier also ein ganz anderes Bild als bei *Talauma ovata*. Die Winteraceen umfassen über 90 % Arten mit offenen, unspezialisierten Blüten, die von verschiedensten Insektengruppen aufgesucht und bestäubt werden. Das könnte u.a. damit zusammenhängen, daß die Winteraceen eine Gruppe mit Pionierpflanzen-Charakter sind, die also immer wieder ausweichen und Umtriebslücken aufsuchen, um neue Populationen aufzubauen. Sie kommen vor allem in labilen, tropischen Hochlandflächen und Gebirgen, an Waldrändern und Abhängen vor. Je nach Standort und Begleitfauna werden sie entweder häufiger von Fliegen, oder von Käfern, Thripsen oder Motten aufgesucht. Es ist für eine Pioniergruppe sicherlich nicht günstig, sich auf eine Insektengruppe zu spezialisieren, die es in einer neuen Umgebung vielleicht gar nicht in der für die Bestäubung notwendigen Häufigkeit gibt.

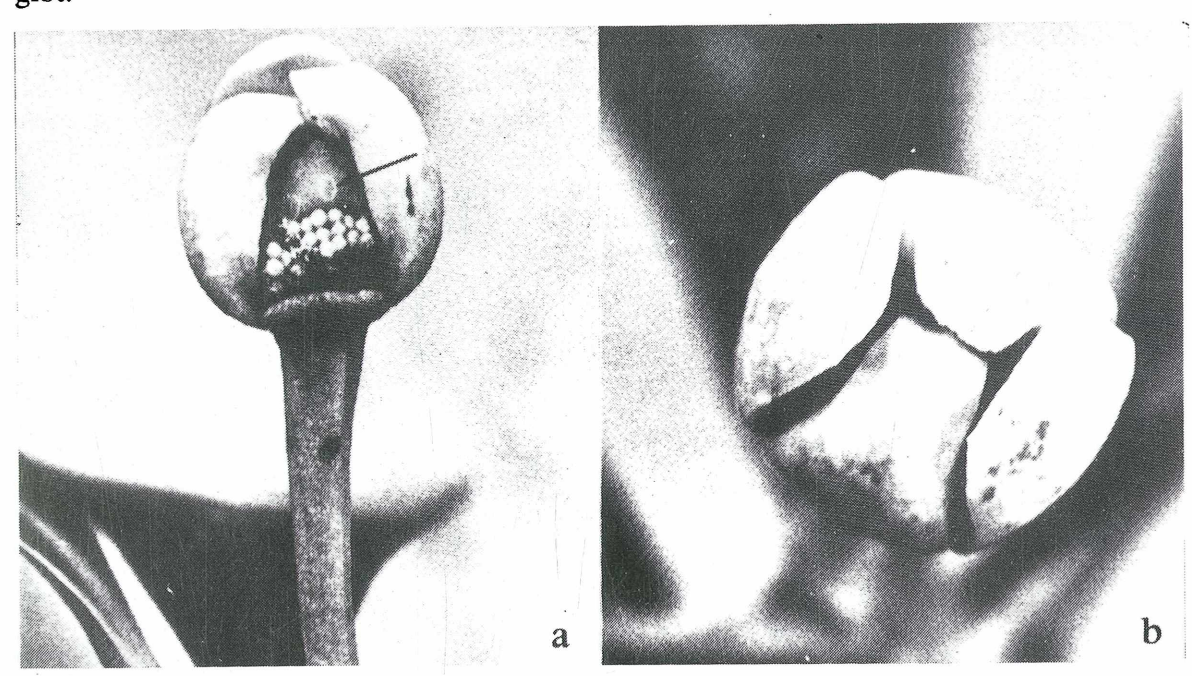


Abb. 6. *Zygogynum pomiferum*; a Blüte im weiblichen Stadium, ein Kronblatt entfernt; im Zentrum die empfängnisbereiten Narben, um sie herum die noch geschlossenen Staubgefäße (Blüte ca. 3 cm), b Ebensolche Blüte, die kräftigen Petalen zeigend (aus THIEN 1980).

Aber auch unter den Winteraceen findet man auf Käfer spezialisierte Arten, nämlich in der Gattung *Zygogynum* (Abb. 6a, 6b). Sie besitzen Blüten, bei denen die über das Zentrum geneigten Perigonblätter richtige Bestäubungskammern bilden. Aromatische, fruchtige Blütendüfte locken die Käfer in das Innere dieser Kammern.

Wie kann man sich eine derartige Entwicklung vorstellen? Wir müssen davon ausgehen, daß, wann immer die Angiospermen entstanden sind, ob zu Beginn der Kreide, oder auch viel früher, bestäubende Insektengruppen wie Thysanopteren, Coleopteren, Dipteren und auch pollenfressende, mikropterigide Motten schon vorhanden waren. So kann man sich vorstellen, daß die ursprünglichen Angiospermen "zufällig" von den verschiedensten Insektengruppen besucht wurden und nicht auf irgendwelche Taxa spezialisiert waren. Wahrscheinlich sehr früh, vielleicht schon zu Beginn der Kreide, hat dann eine Spezialisierungswelle innerhalb der frühen Angiospermen stattgefunden. Das hängt möglicherweise damit zusammen, daß zu Beginn der Kreidezeit bestimmte Käfergruppen (Chrysomeliden, aber auch Nitiduliden und Mordelliden) sich als Blütenbesucher etablierten und einen starken Selektionsdruck auf die *Magnoliales*-Blüten ausgeübt haben, und

diese sich auf die Käfer spezialisiert haben. Man soll an dieser Stelle nicht vergessen, daß die Käfer seit der Kreide weiter existiert haben. Sie sind weiterhin die Insektengruppe mit der größten Artenzahl geblieben, und ein Selektionsdruck auf Blüten in Richtung Käferblütigkeit hat im Laufe der Stammesgeschichte der Angiospermen immer wieder parallel stattgefunden.

Nach Fossilfunden ist zu vermuten, daß die Käfergruppe der *Dynastinae,* die bei *Talauma ovata*, bei Annonaceen, aber auch bei vielen abgeleiteten Angiospermen als Bestäuber fungieren, erst zu Beginn des Tertiärs aufgetreten ist. Somit können sich die Pflanzen auch nicht vor Beginn des Tertiärs an sie angepaßt haben.

Eine beachtliche Diversität der Bestäubung auf dem Familienniveau zeigt eine weitere Gruppe der *Magnoliales*: die *Annonaceae*. In dieser Familie gibt es sehr viele Arten, die auf Käfer spezialisiert sind. Es gibt aber auch solche, die auf Fliegen spezialisiert sind und wieder andere mit Anpassungen an Thysanopteren. Die Annonaceen sind eine blütenökologisch hochspezialisierte Gruppe, und es gibt unter ihnen keine Generalisten, wie sie bei den Winteraceen anzutreffen sind. Dazu einige Beispiele:



Abb. 7. *Guatteria neglecta*; Blütenentwicklung. Links und Mitte: offene, heranwachsende (präanthetische) Blüten (Durchmesser der mittleren Blüte ca. 2 cm). rechts: anthetische, geschlossene Blüte in der weiblichen Phase (Bestäubungskammer!).

Die hängende *Guatteria* Blüte öffnet sich bereits in einem frühen Knospenstadium (Abb. 7). Die Kronblätter sind noch grün, die offene Blüte ist flach und napfförmig. Sie befindet sich noch nicht im Fortpflanzungsstadium. Im Zentrum stehen die Karpelle und rund um diese die Staubblätter. Diese Blüte wächst allmählich heran und beginnt sich zum Zeitpunkt des "Anthesehochstands" zu schließen. Die inneren Kronblätter verlängern sich und neigen sich über das Blütenzentrum. So wird eine Bestäubungskammer ausgebildet. Die Petalen werden gelb, und die Blüte beginnt angenehm nach überreifen Bananen zu duften. Diese veränderte Blüte wird von Nitiduliden aufgesucht. Diese Käfer leben sonst in Früchten, die am Boden liegen, bohren sich in diese ein, kopulieren und legen ihre Eier ab. Diese Nitiduliden dringen nun in die Bestäubungskammer der Blüte (*Guatteria neglecta* oder andere *Guatteria*-Arten) ein. Die Blüten sind protogyn, und werden durch die eindringenden Käfer bestäubt, wenn sie den entsprechenden Pollen mit sich führen.

Die Größe der Bestäubungskammern entspricht bei den Annonaceen in etwa der Körpergröße der eindringenden Käfer. Abb. 8 zeigt das für drei *Annona*-Arten. Kleine,

flache Käfer besuchen meist Blüten mit kleinen Bestäubungskammern. Als Beispiel kann *Annona senegalensis* aus Afrika dienen, bei der relativ kleine Curculioniden in das Blütenzentrum eindringen. Die Bestäubungskammern fallen größer aus, wenn große *Dynastinae*-Käfer die angelockten Bestäuber sind, wie bei *Annona crassiflora* und *A. coriacea*. Bei letzterer verschließen die imbrikat übereinandergelegten inneren Kronblätter den Zugang zu den Fortpflanzungsorganen der Blüten derart, daß nur die großen, kräftigen *Dynastinae*-Käfer dieses Hindernis überwinden, sich durchzwängen und in die Blüten eindringen können.

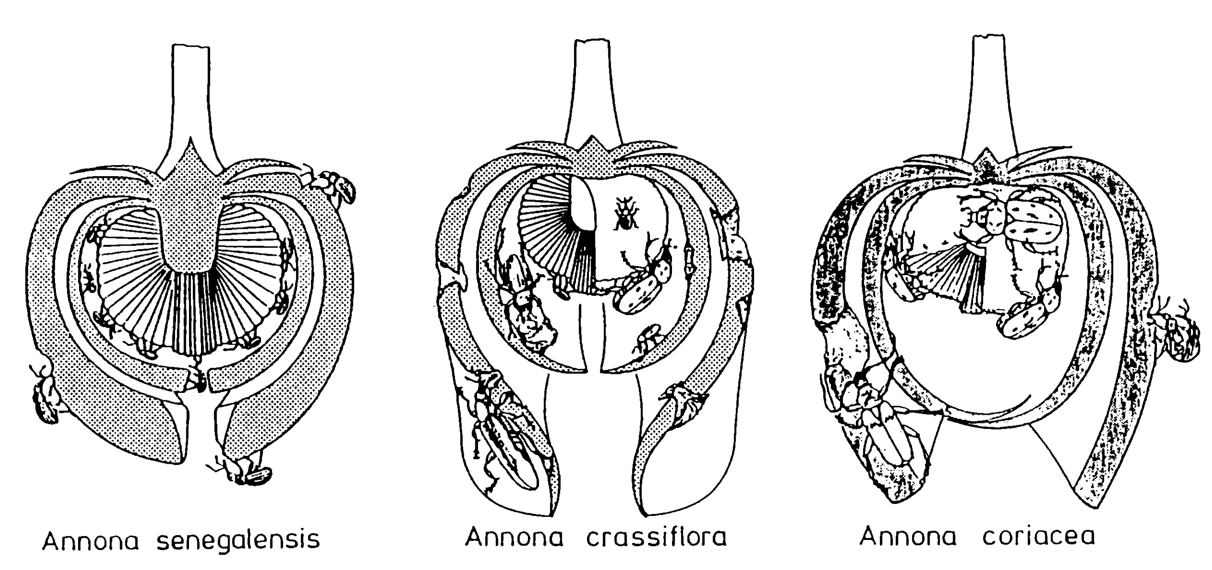


Abb. 8. Verschiedene *Annona*-Arten und ihre unterschiedlich großen Bestäubungskammern. *Annona senegalensis* (Blütengröße ca. 1,5 cm), mit Curculioniden als Bestäuber und Prädatoren. *A. crassiflora* (Blütengröße ca. 2,5 cm), mit Curculioniden und Dynastinen als Bestäuber und Curculioniden als Prädatoren. *A. coriacea* (Blütengröße ca. 4 cm), mit Dynastinen als Bestäuber und Curculioniden und Cerambyciden als Prädatoren.

Auffallend sind die unterschiedlich dicken Petalen. Vielleicht kann durch Messungen gezeigt werden, daß bei den einzelnen *Annona*-Arten die Blütenblätter umso dicker ausgebildet sind, je mehr Käfer angelockt werden und je gefräßiger diese Käfer sind. Die Petalen sind also gleichermaßen Fraß- und Antifraßstrukturen, die den Käfern zur Verfügung stehen, wenn sie in das Innere eindringen.

Innerhalb der Annonaceen gibt es Vertreter, die von ein und derselben Insektengruppe und von ein und derselben Käferart besucht und bestäubt werden. Man kann in diesem Zusammenhang zeigen, daß es in diesen Fällen vielleicht in Übereinstimmung mit den Verhaltensweisen der Käfer zur Entwicklung von unterschiedlichen Antheserhythmen und Blühzeiten gekommen ist.

Die Vorgänge der Anthese und Bestäubung sollen genauer bei *Annona coriacea* und dem Käfer *Cyclocephala atricapilla* besprochen werden. Die voll funktionsfähige Blüte bleibt in der weiblichen Phase geschlossen (Abb. 9a). Sie erwärmt sich am ersten Abend der Anthese durch Thermogenese mehr als 15°C über die normale Lufttemperatur (Abb. 10) und sondert stark aromatische Düfte ab, die die großen *Dynastinae*-Käfer zu den Blüten locken. Die Käfer setzen sich auf die Blüte, zwängen sich zwischen den imbrikat verschlossenen Kronblättern hindurch und dringen in das Blütenzentrum vor (Abb. 9b), das sich in der weiblichen, empfängnisbereiten Phase befindet. Die Käfer fressen zuerst vor allem an der Innenseite der inneren Kronblätter, wo eine Art Futtergewebe vorhanden ist. Oft wird die Blüte von mehreren Käfern aufgesucht (Abb. 9c). Einmal konnten an die

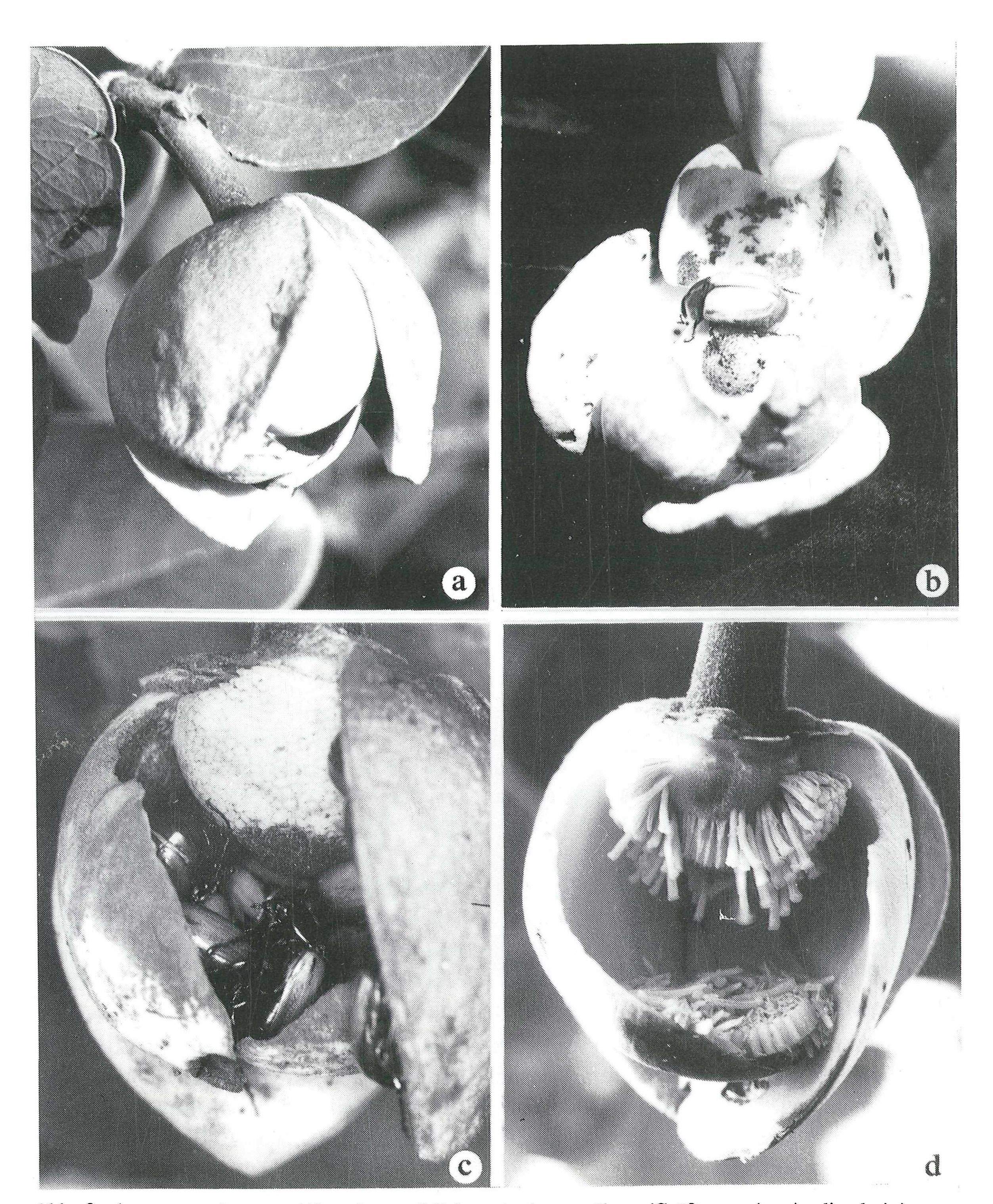


Abb. 9. *Annona coriacea*; a Blüte im weiblichen Anthesestadium (Größe ca. 4 cm); die drei inneren imbrikaten Petalen bilden die Bestäubungskammer, b Aufgespreitete Blüte, im Zentrum liegen die Karpelle, umgeben von den Staubgefäßen; die glitzernden Narben sind ein Zeichen für das weiblich-empfängnisbereite Anthesestadium; ein in die Blüte eingedrungenes Individuum von *Cyclocephala atricapilla* und seine Fraßspuren, c Sicht von der Seite in die Blütenhöhlung, ein Petalum entfernt; viele Individuen von *Cyclocephala atricapilla*, zum Teil in Kopula, d Blüte, am Ende des männlichen Anthesestadiums, mit geöffneten Antheren; Staubgefäße und Narbenkopf fallen ab, werden aber durch die imbrikaten Petalen noch eine Weile gehalten, bis die Petalen ebenfalls abfallen.

80 Käfer dicht gedrängt in einer Bestäubungkammer gefunden werden. In diesem Falle war die Bestäubungskammer auseinandergebogen, und die Käfer hingen wie ein Schwarm auch außerhalb der Blüte. Sind es wenige Käfer, haben sie im Blüteninneren Platz und sind vor Feinden geschützt. Man hat beobachtet, daß, wenn man diese Blüten öffnet, Tukane die Käfer absammeln und auffressen. Die Käfer finden also in der Bestäubungskammer Schutz, Futter und auch den Geschlechtspartner.

In der männlichen Phase der Blüte lösen sich die Staubblätter ab, wobei auch die Pollentetraden frei werden. Die Käfer und die abgefallenen Staubblätter werden noch weiterhin in der geschlossenen Bestäubungskammer festgehalten (Abb. 9d), bis in der zweiten Nacht plötzlich die Kronblätter abfallen, sich die Bestäubungskammer auflöst und die mit Pollenkörnern bedeckten Käfer freigegeben werden.

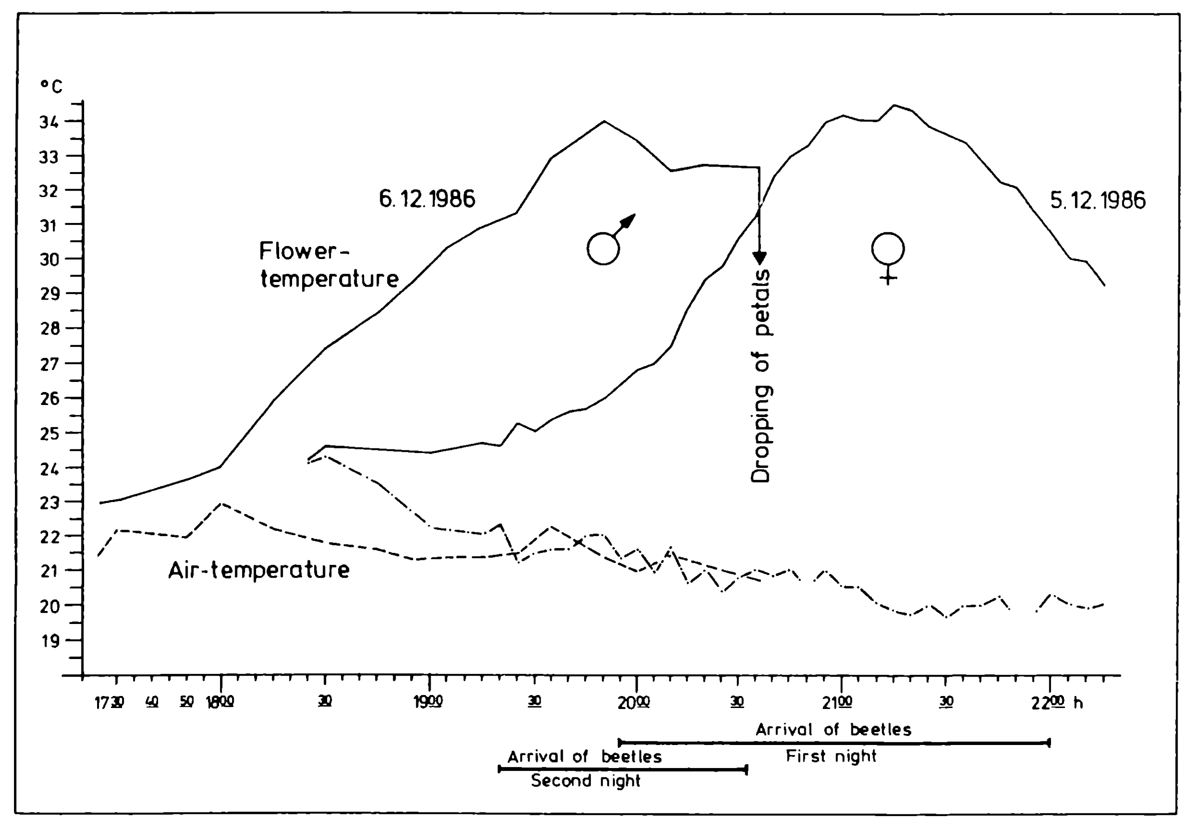


Abb. 10. *Annona coriacea*; Rhythmus der Blütenerwärmung und des Käferbesuches während zweier aufeinanderfolgender Nächte.

Diese Blühvorgänge zeigen eine präzise Koordination und zeitliche Übereinstimmung, und damit ist klar, daß hier keine ursprünglichen, sondern abgeleitete, spezialisierte Verhältnisse vorliegen. In der weiblichen Phase gibt es den Erwärmungshöhepunkt um 21 Uhr (Abb. 10). Wenn die Erwärmung am stärksten ist, ist auch die Duftemission am stärksten und die Anlockung der Käfer am wirksamsten. Im Laufe der Nacht kühlt die Blüte allmählich wieder ab und beginnt sich in der zweiten Nacht oder am Nachmittag, zu Beginn des männlichen Stadiums nochmals zu erwärmen. Die Blüten erreichen ihren weiblichen und männlichen Erwärmungshöhepunkt nicht genau zur gleichen Zeit, die männlichen nämlich etwas früher. So fallen bei den Blüten im männlichen Stadium die Kronblätter bereits ab, bevor sich andere Blüten in der weiblichen Phase befinden und ihren Höhepunkt erreichen. Dadurch sind die pollenbedeckten Käfer in der Lage, andere Blüten am Höhepunkt der weiblichen Phase anzufliegen und zu bestäuben.

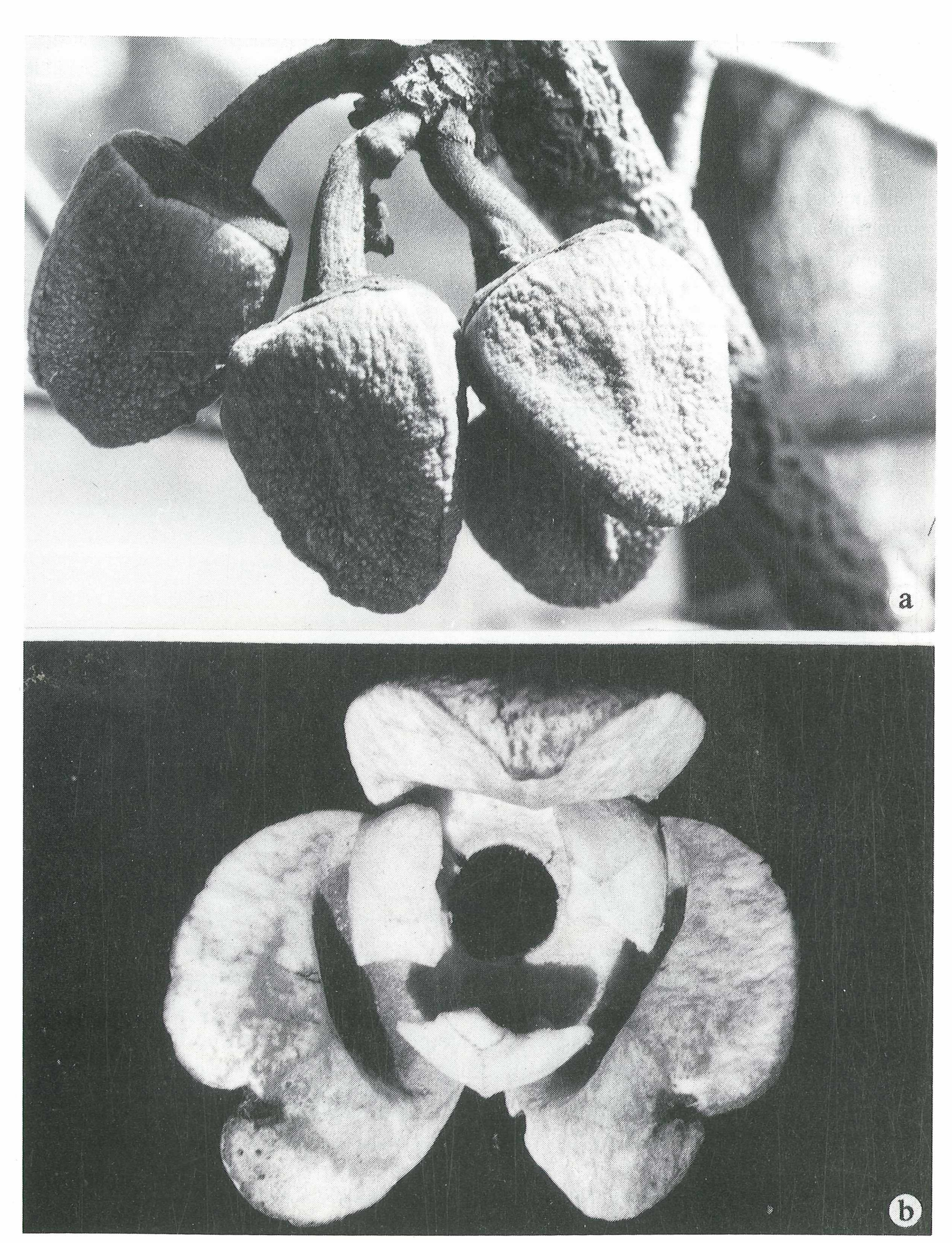


Abb. 11. *Annona crassiflora*; a Kauliflorer Blütenstand (Blütengröße ca. 2,5 cm - 3 cm), b Abgefallene sympetale Krone.

Eine zweite Art, *Annona crassiflora* (Abb. 11), wird ebenfalls von *Cyclocephala atricapilla* aufgesucht und bestäubt. Die Blüten haben besonders auffällige Kronblätter von 1 - 1½ cm Dicke, die miteinander verwachsen sind. *A. crassiflora* hat einen 1-Nacht-Rhythmus (Abb. 12). Am ersten Abend ist die Blüte im weiblichen Zustand, erwärmt sich und zeigt all die Erscheinungen, wie sie eben bei *A. coriacea* beschrieben wurden. Aber noch in der gleichen Nacht wird sie männlich, Petalen und Antheren lösen sich vom Blütenboden und fallen ab. Durch die Verwachsung der Petalen bleibt die Bestäubungskammer selbst noch in der abgefallenen Blüte erhalten. Darin verbringen die lichtscheuen Käfer den ganzen Tag bis zum nächsten Abend. Erst im Dämmerlicht verlassen sie die am Boden liegenden Blüten.

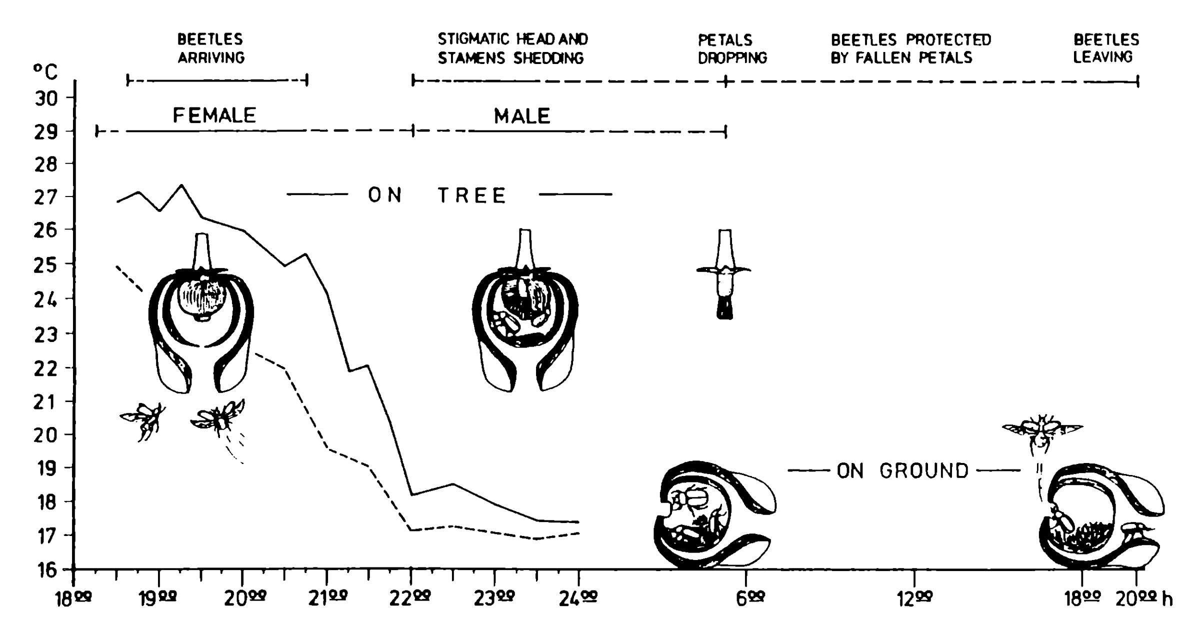


Abb. 12. *Annona crassiflora*; Blührhythmus und Käferbesuch. Schon während der ersten Nacht der Anthese wechseln die Blüten vom weiblichen zum männlichen Stadium, die abgefallenen Kronen beherbergen die bestäubenden Käfer tagsüber; diese fliegen erst bei Dämmerung wieder ab.

Cyclocephala atricapilla besucht beide *Annona*-Arten. Allerdings blühen die beiden etwas versetzt, sodaß sie die Käfer hintereinander "ausnützen" können. Die Differenzierung ist also phänologisch. Mit ihrer Blühzeit dazwischen liegt eine weitere Art, *Annona cornifolia*, die ebenfalls im gleichen Gebiet untersucht werden konnte (Abb. 13). *A. cornifolia*-Blüten werden aber hauptsächlich von *Cyclocephala quatuor-decimpunctata* aufgesucht und nur selten von *Cyclocephala atricapilla* (Abb. 13, 15). Weitere vier *Annona*-Arten (Abb. 13) ordnen sich in ein Schema des Hintereinanderblühens und der alternierenden Hauptbestäuber ein. *C. quatuordecimpunctata* zeigt ein etwas anderes Verhalten als *C. atricapilla*. Dieser Käfer bleibt nämlich nicht die ganze Nacht über in einer Blüte, sondern kann im Laufe der Nacht die Blüten wechseln. Sein Blütenbesuch ist nicht genau an die Dämmerungsstunden gebunden, sondern kann sowohl in der ersten, als auch in der zweiten Hälfte der Nacht stattfinden. Die Tatsache, daß *A. cornifolia* verschiedene Antheseverläufe hat (Abb. 14), könnte als eine Anpassung an diese Verhaltensweise der Käfer gedeutet werden. Die Blüten sind wieder protogyn, beginnen die Anthese also mit dem Eintreten in die weibliche Phase (Abb. 15a). Es gibt "Kurzblüher", bei denen bereits in der ersten Nachthälfte die Blüte männlich wird. Manchmal erstreckt sich die Anthese in die zweite Nachthälfte. Andere Blüten werden erst in einer zweiten Nacht männlich, und gelegentlich gibt es Blüten, die erst in einer dritten Nacht männlich werden. Kurz nach dem Beginn der männlichen Phase fallen Blütenhülle und Antheren ab. So sind

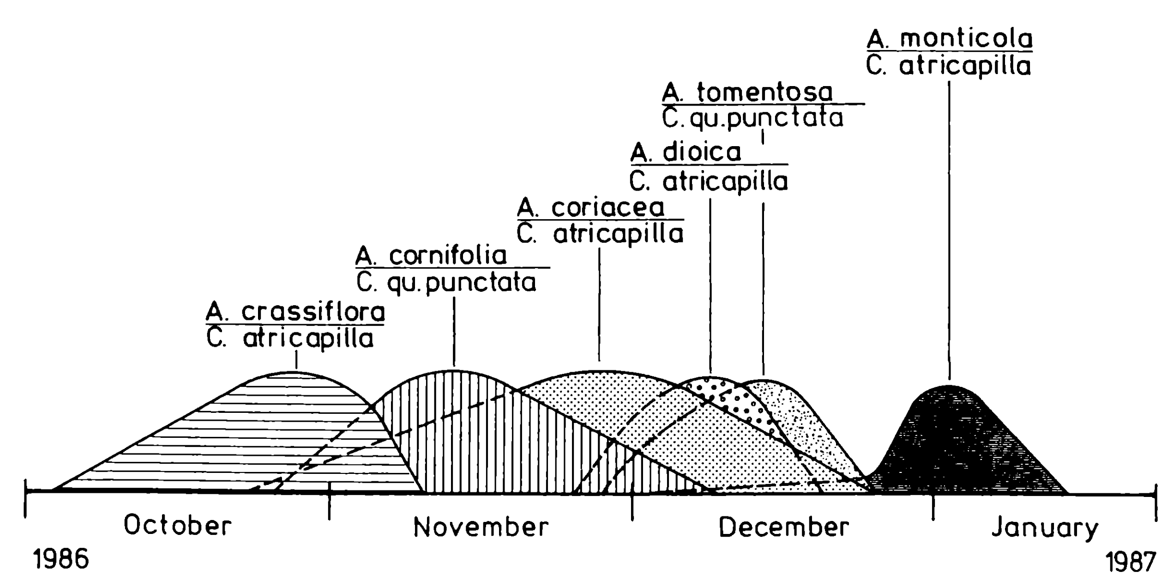


Abb. 13. Gestaffelte Blühzeiten von sechs *Annona*-Arten, die in einem Cerrado bei Indianópolis, Minas Gerais, Brasilien, sympatrisch vorkommen; *Cyclocephala atricapilla* und *Cyclocephala quatuordecimpunctata*, alternieren als Hauptbestäuber der sechs Arten.

immer in der ersten u n d in der zweiten Nachthälfte Blüten vorhanden, die sich sowohl im männlichen wie auch im weiblichen Stadium befinden. Die zwei oder drei Nächte lang anthetischen Blüten sind in der ersten Nacht noch fest und maximal vier Käfern zugänglich (Abb. 15b), während in der zweiten Nacht die Gewebe schlaffer werden, und die Blüten von vielen Käfern aufgesucht werden können, die sie bis zur Unkenntlichkeit abfressen (Abb. 15c).

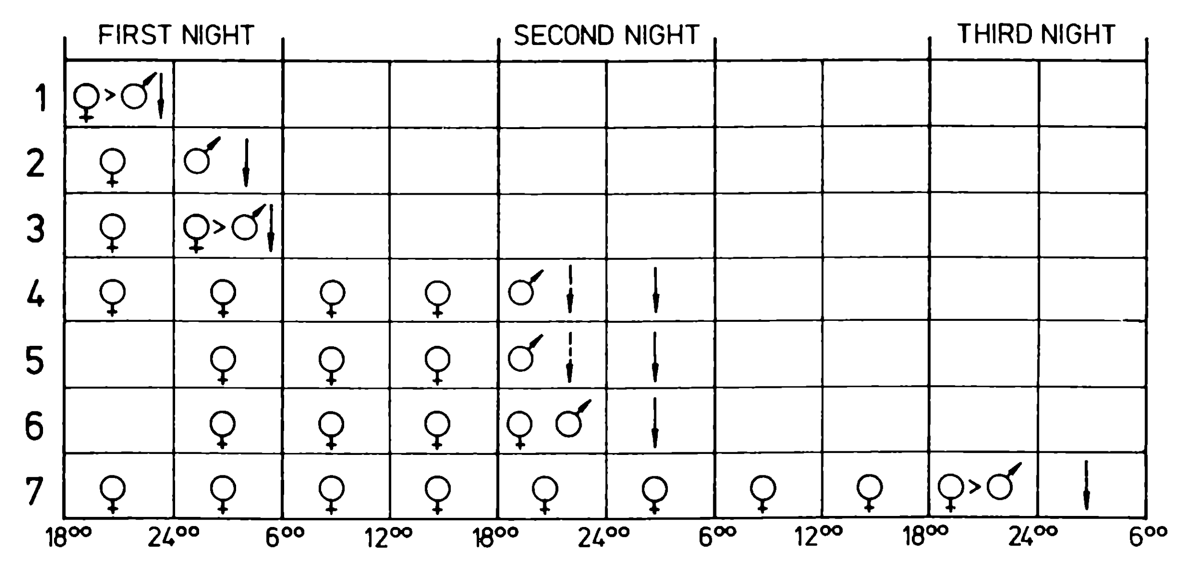


Abb. 14. Sieben unterschiedliche Blührhythmen von *Annona cornifolia*-Blüten in einer Population. Der Zeitpunkt des Abfallens der Petalen ist mit einem nach unten gerichteten Pfeil gekennzeichnet.

Die Käfer verbleiben so lange auf den Blüten, wie es noch Blütengewebe gibt. Erst wenn alles abgefressen ist, sind sie gezwungen zu wechseln.

Schlußbemerkungen zur Blütenökologie

Die ursprünglichen Angiospermen waren hinsichtlich ihrer Bestäubung sicherlich Generalisten. Man könnte sich vorstellen, daß die vermutlich offenen, unspezialisierten Blüten der allerersten Angiospermen, ähnlich den Winteraceen, von den verschiedensten Insekten-

gruppen aufgesucht worden sind: von Thysanopteren, unterschiedlichen Käfern, Fliegen oder verschiedenen mikropterigiden Motten.

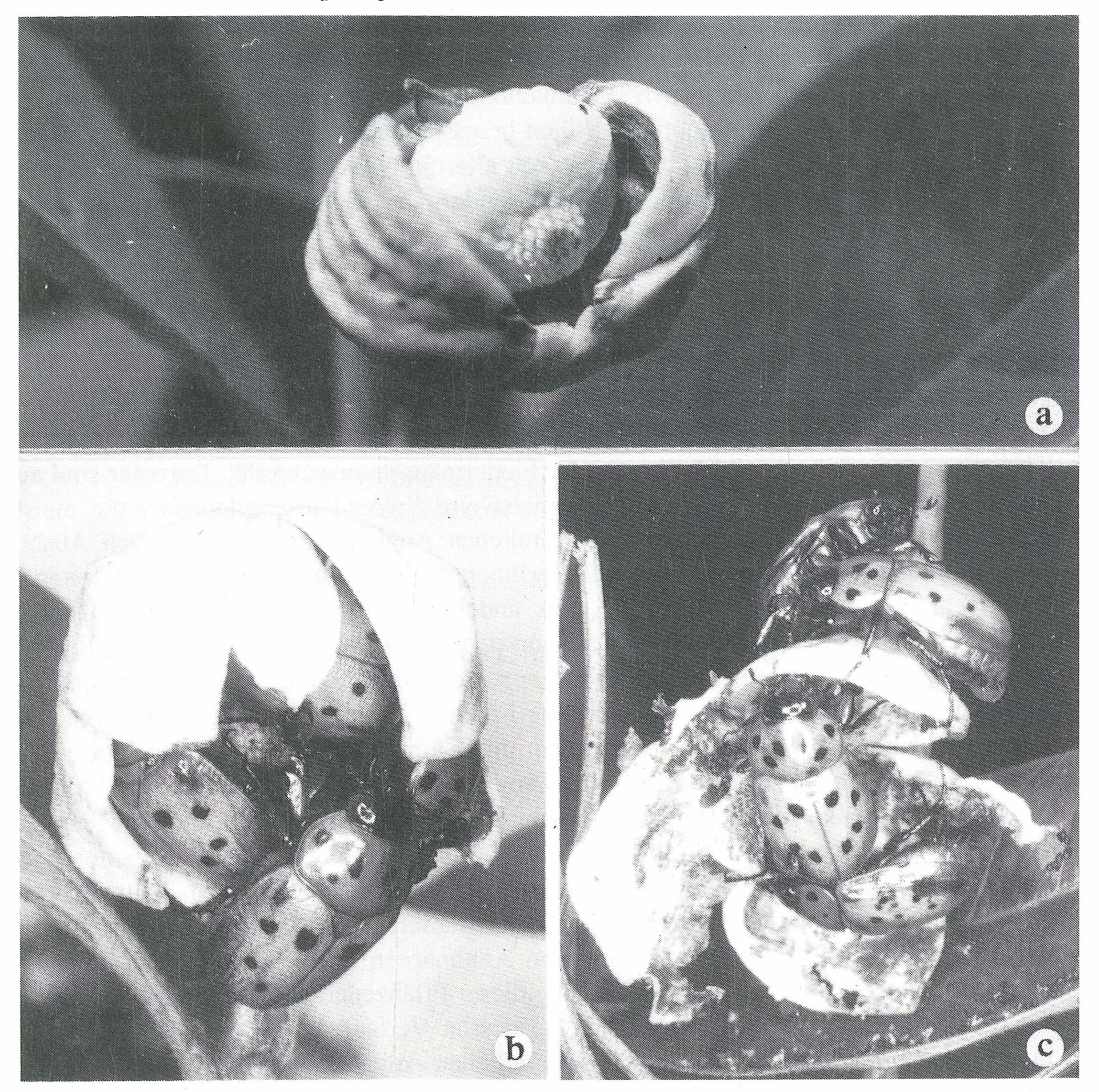


Abb. 15. *Annona cornifolia*; a Blüte im weiblichen Anthesestadium, ein Petalum entfernt; in der Mitte die glänzenden Narben, um sie herum die noch "fest gepackten" Staubgefäße, b Weiblich-funktionelle, noch geschlossene Blüte der ersten Nacht, mit *Cyclocephala quatuordecimpunctata*-Individuen, c Von den Käfern aufgespreitete, und zum Teil zerstörte Blüte.

Mit Beginn der Kreide, möglicherweise auch schon früher, lebten die ursprünglichen Angiospermen vielleicht als Pionierpflanzen in tropischen Gebirgen, so daß an Fossilien nicht viel zu finden ist. *Clavatipollenites*, eine Art, die noch früher als die Winteraceen existiert haben soll, ist wahrscheinlich nur auf Grund ihres anemophil verbreiteten Pollens gefunden worden, der möglicherweise von den Gebirgen ins Flachland hinuntergeweht wurde. Winteraceen und Loranthaceen, die einzigen beiden Familien, die wir aus der Zeit des vermuteten Beginns der frühen Angiospermen- Differenzierung kennen, haben sich bis heute erhalten. Mit Beginn der Kreidezeit hat eine Welle der Spezialisierung und Anpassung an die damals immer stärker werdenden Käfer begonnen. Es waren offensichtlich häufige, morphologisch und physiologisch relativ einfache Insekten, an die sich Magnoliaceen, Annonaceen, Eupomatiaceen, Calycanthaceen und sogar einige Winteraceen angepaßt haben.

Vieles, was früher über die Cantharophilie und über die Bestäubung der ursprünglichen Angiospermen gesagt wurde, ist heute nicht mehr zutreffend. Die ursprünglichen Angiospermen haben sicher nicht so ausgesehen wie Magnoliaceen und Annonaceen, die, wie gezeigt wurde, (z.T.) auf Käfer als Bestäuber spezialisiert sind. Man muß eher annehmen, daß die ursprünglichen Angiospermen blütenökologische Generalisten gewesen sind und offene, unspezialisierte, entomophile Blüten besessen haben. Die Cantharophilie ist, trotz ihres Auftretens bei vielen Angiospermen mit altertümlichen Merkmalen, keine ursprüngliche Bestäubungsform der Angiospermen, sondern hat sich mehrere Male parallel mit konvergenten Merkmalsanpassungen entwickelt.

Ausbreitung der Diasporen

Auch die Diasporenausbreitung ist ein ganz wichtiges Phänomen für die Fortpflanzung der Angiospermen, auf das hier aber nur ganz kurz eingegangen werden soll. Die Früchte und Samen der meisten heute lebenden, zoochoren Angiospermen werden von modernen Tiergruppen wie Vögeln, Säugetieren oder Fledermäusen ausgebreitet. Darunter sind auch viele Annonaceen und Winteraceen, beispielsweise *Xylopia aromatica* oder die meisten *Guatteria*-Arten. Auch bei anderen altertümlichen Angiospermen gibt es noch Ausbreitungsarten, die vielleicht an Verhältnisse erinnern, wie sie in der Kreidezeit oder früher geherrscht haben könnten, wo noch ganz andere Tiergruppen als Diasporenausbreiter fungierten. Da sind einmal die Reptilien, von denen die Saurier ja erst mit dem Ende der Kreide ausgestorben sind. Nah verwandte, rezente Gruppen sind die Alligatoren, Krokodile und Kaimane. Es gibt auch heute noch Früchte, darunter auch von Annonaceen aus tropischen Küstengebieten (z.B. Mangroven und Sümpfe der Everglades in Florida), die von Alligatoren gefressen werden. Die Amerikaner nennen diese Früchte "Alligator apple". Es wäre also sehr wichtig und lohnend, Alligatoren bezüglich ihrer Mageninhalte zu untersuchen. Aber nicht nur "Saurochorie", also Ausbreitung durch Alligatoren und durch Saurier, gab es bei den altertümlichen Angiospermen, sondern auch "Ichthyochorie", Ausbreitung durch Fische. Sie kann heute noch studiert werden, z. B. in Amazonien, wo vegetarische Fische regelmäßig Früchte von Annonaceen (z.B. *Annona hypoglauca* oder *Duguetia)* fressen. Die Reifezeit der Früchte dieser Pflanzenarten ist mit dem Wasserhochstand in den Überschwemmungswäldern, in dessen Verlauf die Fische in die Vegetation hineinschwimmen, zeitlich koordiniert. Von etlichen Arten weiß man, daß die Samen von den Fischen nicht verdaut werden, sondern den Verdauungstrakt dieser Fische unbeschädigt passieren und keimfähig bleiben. Es gibt also auch heute noch die sicher altertümliche Ichthyochorie. Ob die Ausbreitung durch Fische bei den jetzt lebenden Angiospermen ein Relikt oder eine "Neuerfindung" ist, wissen wir nicht.

Danksagung

Mein Dank geht an Frau ILSE SILBERBAUER-GOTTSBERGER, Giessen, für die Überarbeitung des Vortragsmanuskripts, an Herrn M. PIRL, Giessen für stilistische Verbesserungen, und an Herrn JOACHIM DÖRING, Giessen, für die Ausarbeitung der Fotos und Zeichnungen sowie die Zusammenstellung der Abbildungen.

Quellennachweis

GOTTSBERGER, G. (1978): Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. Biotropica 10, 170-183.

— (1987): Beziehungen tropischer Pflanzen und Tiere bei der Blütenbestäubung. - In: ENGELS E.(ed.), Die Tropen als Lebensraum, 125-150. - Attempto Verlag, Tübingen.

— (1988): The reproductive biology of primitive Angiosperms. - Taxon 37, 630-643.

— (1989): Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (*Annonaceae*) in Brazil. - Pl. Syst. Evol. 167, 165-187.

— (1990): Flowers and beetles in the South American tropics. - Botanica Acta 103, 360-365.

GOTTSBERGER, G., SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & EHRENDORFER F. (1980): Reproductive biology in the primitive relic Angiosperm *Drimys brasiliensis* (*Winteraceae*). - Pl. Syst. Evol. 135, 11-39.

KÜCHENMEISTER, H., GOTTSBERGER, G., & SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. (1993): Pollination biology of *Orbignya spectabilis*, a monoecious amazonian palm. - In: NAUMANN C.M. (ed.), Plant-animal-interactions in tropical environments. - Zool. Forschungsinst. Museum Alexander König (im Druck).

THIEN, L. B. (1980): Patterns of pollination in primitive Angiosperms. - Biotropica 12, 1-13.

Adresse des Autors: Prof. Dr. GERHARD GOTTSBERGER, Botanisches Inst. I und Botanischer Garten, Justus-Liebig-Universität, Senckenbergstraße 17-25, W-6300 Giessen, BRD.